母代越冬经历对中华通草蛉子代发育与繁殖的影响

陈珍珍[#], 刘力源[#], 刘韶业, 郭奇奇, 许永玉[*]

(山东农业大学植物保护学院, 山东泰安 271018)

摘要:【目的】为探究母代越冬经历对中华通草蛉 *Chrysoperla sinica* 子代生长发育、滞育诱导和繁殖能力的影响,【方法】采用年龄-龄期两性生命表方法研究了越冬初期(11 月份)、越冬中期(1 月份)和越冬末期(3 月份)中华通草蛉自然越冬成虫其子代种群在 25℃、光周期 15L:9D 和 9L:15D 条件下的生长发育及种群动态变化。【结果】长光周期(15L:9D)下不同越冬时期对中华通草蛉子代的成虫前期并没有显著性影响,但越冬中期的子代成虫历期显著短于其他两个越冬时期;产卵前期以越冬中期子代显著高于其他两个越冬时期;单雌平均产卵量则以越冬末期显著高于越冬初期和越冬中期;内禀增长率、周限增长率和净增殖率均以越冬末期子代最高;平均世代周期以越冬中期子代最长。短光周期(9L:15D)下中华通草蛉子代成虫历期以越冬末期最长,越冬初期次之,越冬中期最短;子代产卵前期以越冬初期最长,越冬中期次之,越冬末期最短;产卵历期以越冬末期最长;单雌平均产卵量以越冬末期最高;子代生命表参数变化趋势与长光照处理一致;子代种群存活率以越冬末期最高,越冬初期次之,越冬中期最低。【结论】相比越冬初期和越冬中期,越冬末期中华通草蛉子代种群表现出较强的增殖能力;短光周期可诱导中华通草蛉成虫滞育,产卵前期的长短可代表滞育深度,母代越冬经历对子代种群滞育诱导有一定的削减作用,母代越冬时间越长,削减作用越明显。

关键词: 中华通草蛉; 母代经历; 越冬时期; 光周期; 子代发育; 年龄-龄期两性生命表

中图分类号: Q968 **文献标识码:** A **文章编号:** 0454-6296(2017)05-0553-09

Effects of maternal overwintering experience on offspring development and reproduction in *Chrysoperla sinica* (Neuroptera: Chrysopidae)

CHEN Zhen-Zhen[#], LIU Li-Yuan[#], LIU Shao-Ye, GUO Qi-Qi, XU Yong-Yu[*] (College of Plant Protection, Shandong Agricultural University, Tai'an, Shandong 271018, China)

Abstract:【Aim】This study aims to investigate the effects of maternal overwintering experience on offspring growth and development, diapause induction and reproductive capability in the green lacewing, *Chrysoperla sinica*.【Methods】The age-stage two-sex life table method was used to study the development and population dynamic change of *C. sinica* offsprings in the early overwintering stage (November), mid overwintering stage (January) and late overwintering stage (March) at 25℃ under two photoperiod regimes (15L:9D and 9L:15D).【Results】The pre-adult period of *C. sinica* offspring under long photoperiod (15L:9D) had no significant differences between different overwintering periods, but the adult duration was significantly shorter in the mid overwintering stage than in the other two overwintering stages. The pre-oviposition duration of offspring under long photoperiod was significantly longer in the mid overwintering stage than in the other two overwintering stages, and the fecundity was significantly higher in the late overwintering stage than in the other two overwintering stages. The intrinsic rate (r), the finite

基金项目: 国家自然科学基金青年基金项目(315015904); 山东省自然科学基金项目(ZR2014CP018); 科技部国家重点研发计划试点专项(SQ2017ZY060059); 山东省茶叶产业技术体系项目(SDAIT-19-04)

作者简介: 陈珍珍, 女, 1987 年生, 山东德州人, 博士, 讲师, 研究方向为害虫生物防治, E-mail: chenzz0327@163.com; 刘力源, 女, 1991 年生, 山东威海人, 硕士研究生, 研究方向为害虫生物防治, E-mail: 18853881382@163.com

[#]共同第一作者 Authors with equal contribution

[*]通讯作者 Corresponding author, E-mail: xuyy@sdau.edu.cn

收稿日期 Received: 2017-01-24; 接受日期 Accepted: 2017-04-10

rate of increase (λ) and the net reproduction rate (R_0) of offspring population under long photoperiod were the highest in the late overwintering period, and the mean generation time was significantly longer in the mid overwintering stage than in the other two overwintering stages. The adult duration under short photoperiod (9L∶15D) was significantly longer in the late overwintering stage than in the other two overwintering stages. The pre-oviposition duration of offspring under short photoperiod was the longest in the early overwintering stage, moderate in the mid overwintering stage and the shortest in the late overwintering stage. The longest oviposition period and the highest fecundity were found in the late overwintering stage under short photoperiod. The change trends of the population parameters under short photoperiod were the same as those under long photoperiod. The survival rate of *C. sinica* offspring under short photoperiod was the highest in the late overwintering stage, moderate in the early overwintering stage and the lowest in the mid overwintering stage. 【Conclusion】The offspring of *C. sinica* has the highest reproductive capability in the late overwintering stage among the three overwintering stages. Short photophase could induce adult diapause, and the pre-oviposition length may represent the depth of diapause. The maternal overwintering experience can weaken the induction of offspring diapause, and the longer the maternal overwintering time, the more obvious the reduction.

Key words: *Chrysoperla sinica*; maternal experience; overwintering stage; photoperiod; offspring development; age-stage two sex life table

母代效应是指昆虫母代经历的环境条件(光周期、温度和营养)或所采取的措施(寄主选择、性选择、产卵行为和亲代照料等)对子代表型的影响,是母代对子代的非遗传效应(Mousseau and Fox, 1998a)。子代个体表现型不只是基因型与环境相互作用的结果,母代的经历对子代的表现型也有较大的影响(Beek, 1980; Riska *et al*., 1985)。如昆虫母代的低温经历除影响母代本身的生长发育外(López and Botto, 2005),还会影响其子代的繁殖以及生长发育等生物学特性(Chen *et al*., 2008)。赵静等(2012)通过对异色瓢虫 *Harmonia axyridis* 冷驯化处理,发现母代经历的低温历程会降低子代的生殖能力、内禀增长率、净增殖率等种群参数,从而影响子代的适合度;而杜文梅等(2016)研究则发现,长时间的低温处理并不会影响异色瓢虫子代的捕食能力。对寄生性天敌的母代效应研究发现,寄主的龄期、体型大小对于子代种群的生长、繁殖、性比及寄生率等适合度都会产生一定的影响(甘明等, 2003; 徐清华等, 2007; 张廷伟等, 2015; 周冰颖等, 2016)。有关母代的光周期经历或滞育经历对子代的影响也有部分研究,部分昆虫母代经历短光周期会产生更多的雌性个体,通过调节繁殖能力来保证子代种群繁衍。汤玉清和徐清元(1993)研究发现,光周期 6L∶18D 下荔蝽卵平腹小蜂 *Anastatus japonicus* 后代雌雄性比最高,全光周期处理后代雌雄性比最低。黄明度等(1974)发现光照强度影响平腹小蜂 *Anastatus* sp. 子代雌雄性比。郭玉玲等(2007)通过研究母代光照经历对菜蛾绒茧蜂 *Cotesia plutellae* 子代滞育发育的影响发现,母代短光照处理可提高其子代滞育的临界温度,这是昆虫对环境的一种适应性表现。部分昆虫的滞育受其母代所经历的环境条件的显著影响或完全取决于其母代,这种类型一般为卵期滞育昆虫,母代成虫是其滞育诱导虫态(Mousseau and Dingle, 1991; Fukumoto *et al*., 2006)。

中华通草蛉 *Chrysoperla sinica* 是自然界捕食性天敌优势种之一,在自然界中以成虫兼性滞育越冬(许永玉等, 1999; 徐洪富等, 2000)。沈卉君和郁雄(1979)发现光周期影响中华通草蛉成虫滞育,短光周期条件下成虫出现体色变化,并且产卵前期延长。许永玉等(2002, 2004)对不同光周期条件下中华通草蛉成虫生殖与滞育进行了一系列研究,明确了光周期是诱导该虫滞育的主要因子。中华通草蛉在越冬过程中,不但经历滞育还要经历低温的胁迫,且滞育和耐寒性具有一定的协同作用(陈珍珍等, 2014),那么母代成虫的越冬经历是否会对子代种群的生长发育或子代成虫的滞育诱导产生一定的影响,目前尚未有类似报道。前期研究发现,中华通草蛉在长光照条件下(15L∶9D)进行生殖发育,短光照条件下(9L∶15D)诱导滞育(Chen *et al*., 2017)。本研究通过对子代进行长、短两种光周期处理,观察母代的越冬经历对子代种群的生长发育和繁殖能力的影响及短光周期胁迫下子代种群的不同响应,为进一步阐明中华通草蛉对光周期的响应机制奠定基础,也为中华通草蛉的繁殖和应用提供理论依据。

1　材料与方法

1.1　供试虫源

中华通草蛉越冬成虫于 2013 年 10 月网捕于山东农业大学校园内一串红 *Salvia splendens* 及槐树 *Sophora japonica* 上。采集的成虫置于罐头瓶(高 11 cm,直径 9 cm)中,用纱布封口于室外人工棚内自然越冬。成虫饲喂啤酒酵母干粉饲料(将啤酒酵母干粉和蔗糖按 10∶8(m/m)的比例混合,用研钵研细后过 60 目筛制成)和 10% 蜂蜜水。

1.2　子代种群成虫滞育判定标准

根据许永玉等(2002)的研究结果,中华通草蛉的成虫体色由土黄色(滞育型体色)变为绿色(非滞育型体色),虫体背面红褐色滞育斑消失并开始产卵,表明成虫已解除滞育。在实验进行过程中,短光照处理的中华通草蛉子代种群成虫均出现明显的体色变化情况,即认定短光照处理的中华通草蛉子代种群均存在滞育现象。

1.3　越冬时期对长光周期处理下中华通草蛉子代发育的影响

于 11 月、翌年 1 月及 3 月 15 日随机选取室外人工棚内的中华通草蛉雌、雄成虫单头配对放入罐头瓶内,置于温度为 25℃,光周期为 15L∶9D 的光照培养箱内(LRH-150-G 光照培养箱,广东省医疗器械厂),分别收集当月成虫所产的卵,单粒于玻璃指形管(直径 2 cm,长 7 cm)中,并于 25℃、长光周期(15L∶9D)的光照培养箱内进行观察,每组处理 200 粒卵。每日检查卵的孵化、幼虫及蛹的发育及存活情况。幼虫孵化后饲喂豆蚜 *Aphis craccivora*,每日更换新鲜豆蚜,至成虫羽化后雌、雄单头配对于罐头瓶中,每日检查记录成虫的存活情况、产卵前期、产卵历期、产卵量和成虫寿命。

1.4　越冬时期对短光周期处理下中华通草蛉子代发育的影响

卵收集方法参照 1.3 节,收集的卵单粒于玻璃指形管中,并于 25℃ 短光周期(9L∶15D)的光照培养箱内进行,每组处理 200 粒卵。数据的观察记录同 1.3 节。

1.5　数据分析

参照 Chi 和 Liu(1985)及 Chi(1988)的方法,组建中华通草蛉子代种群年龄-龄期两性生命表,不同光周期下中华通草蛉子代种群的发育历期、繁殖力、各项生命表参数(内禀增长率、周限增长率、平均世代周期和净增殖率)及种群存活率均采用 TWOSEX-MS Chart(2016)(Chi, 2016)程序进行分析,用 Bootstrap(Bootstrap 次数为100 000)分别计算各组处理的方差和标准误,不同越冬时期间方差分析用基于置信区间差异的 Paired Bootstrap 检验(Efron and Tibshirani, 1993),显著水平 $P=0.05$。

2　结果

2.1　越冬时期对长光周期处理下中华通草蛉子代发育的影响

2.1.1　对子代发育历期的影响:不同越冬时期中华通草蛉子代种群各发育阶段历期如表 1。卵期和 1 龄幼虫期均以越冬中期处理子代种群历期最长,显著高于其他两个越冬时期。2 龄幼虫期以越冬初期处理子代种群历期最长,越冬中期次之,越冬末期最短。3 龄幼虫期以越冬末期处理子代种群历期最长,显著高于其他两个越冬时期。蛹期则以越冬末期处理子代种群历期最短。虽然不同越冬时期处理的子代种群成虫前期(由卵发育至成虫羽化需要的时间)间并没有显著差异,但子代成虫历期差异显著,越冬中期的子代成虫历期显著短于其他两个越冬时期。

2.1.2　对子代种群繁殖参数的影响:长光周期处理的不同越冬时期中华通草蛉子代种群均不会出现滞育现象,其产卵前期以越冬中期子代种群最长,显著高于其他两个越冬时期(表 2)。不同越冬时期中华通草蛉子代种群的产卵历期无显著性差异,但单雌平均产卵量则以越冬末期最高,显著高于越冬初期和越冬中期。

2.1.3　对子代生命表参数的影响:不同越冬时期中华通草蛉子代种群内禀增长率、周限增长率和净增殖率均以越冬末期子代种群最高,显著高于越冬初期和越冬中期,越冬初期和越冬中期子代种群间差异不显著(表 3)。平均世代周期以越冬中期子代种群最长,显著长于越冬初期和越冬末期子代种群。

2.1.4　对子代种群存活率的影响:相同日龄下,中华通草蛉子代种群存活率以越冬末期最高,越冬初期次之,越冬中期最低(图 1)。

2.2　越冬时期对短光周期处理下中华通草蛉子代发育的影响

2.2.1　对子代发育历期的影响:短光周期处理下不同越冬时期中华通草蛉子代种群各发育阶段历期如表4。子代种群卵期以越冬初期最短,1和2龄幼虫

表 1 不同越冬时期中华通草蛉在长光周期(15L∶9D)下子代种群的发育历期

Table 1 Offspring developmental duration of *Chrysoperla sinica* treated under long photoperiod (15L∶9D) at different overwintering stages

越冬阶段 Overwintering stage	发育历期 Developmental duration (d)						
	卵 Egg	1 龄幼虫 1st instar larva	2 龄幼虫 2nd instar larva	3 龄幼虫 3rd instar larva	蛹 Pupa	成虫前期 Preadult	成虫 Adult
越冬初期 Early overwintering stage	4.07 ±0.02 b	4.24 ±0.06 b	3.43 ±0.07 a	6.00 ±0.29 b	8.79 ±0.11 a	25.64 ±0.34 a	68.16 ± 5.72 a
越冬中期 Mid overwintering stage	4.26 ±0.04 a	4.49 ±0.08 a	3.14 ±0.08 b	6.42 ±0.37 b	8.37 ±0.24 a	26.21 ±0.69 a	48.02 ± 7.18 b
越冬末期 Late overwintering stage	4.07 ±0.02 b	4.17 ±0.05 b	2.93 ±0.07 c	7.55 ±0.26 a	7.69 ±0.14 b	25.71 ±0.32 a	63.92 ± 3.55 a

表中数据为平均值 ± 标准误;同列数据后不同字母表示不同越冬时期基于置信区间差异的 Paired Bootstrap 检验差异显著($P<0.05$)。Data in the table are means ± *SE*. Different letters following the data within a column indicate significant differences at the 0.05 level detected by Paired Bootstrap. 下同 The same for the following tables.

表 2 不同越冬时期中华通草蛉在长光周期条件(15L∶9D)下子代种群的繁殖参数

Table 2 Offspring reproductive parameters of *Chrysoperla sinica* treated under long photoperiod (15L∶9D) at different overwintering stages

越冬阶段 Overwintering stage	产卵前期(d) Preoviposition duration	产卵历期(d) Oviposition duration	生殖力(单雌产卵量) Fecundity (number of eggs laid per female)
越冬初期 Early overwintering stage	7.80 ±0.64 b	28.07 ±1.99 a	130.05 ±17.89 b
越冬中期 Mid overwintering stage	13.36 ±1.59 a	29.53 ±3.86 a	149.48 ±34.55 b
越冬末期 Late overwintering stage	6.84 ±0.57 b	29.35 ±2.39 a	354.35 ±38.65 a

表 3 不同越冬时期中华通草蛉在长光周期(15L∶9D)下子代种群的生命表参数

Table 3 Offspring population parameters of *Chrysoperla sinica* treated under long photoperiod (15L∶9D) at different overwintering stages

越冬阶段 Overwintering stage	内禀增长率(d^{-1}) Intrinsic rate r	净增殖率 Net reproduction rate R_0	平均世代周期(d) Mean generation time T	周限增长率(d^{-1}) Finite rate of increase λ
越冬初期 Early overwintering stage	0.0507 ± 0.0069 b	10.37 ±2.91 b	45.35 ±1.33 b	1.05 ±0.007 b
越冬中期 Mid overwintering stage	0.0380 ±0.0070 b	10.47 ±3.57 b	60.38 ±3.66 a	1.04 ±0.007 b
越冬末期 Late overwintering stage	0.0958 ±0.0057 a	71.40 ±14.63 a	44.33 ±1.07 b	1.10 ±0.006 a

期则以越冬中期最长,蛹期以越冬初期处理最长。总的成虫前期以越冬末期短光照处理的子代种群最长,且与其他两个时期差异显著。短光期下中华通草蛉子代种群成虫历期以越冬末期最长,越冬初期次之,越冬中期最短,且不同越冬时期间差异显著。

2.2.2 对子代种群繁殖参数的影响:短光期下,不同越冬时期中华通草蛉子代种群均出现滞育现象,产卵前期的长短代表滞育的深度。子代种群的产卵前期以越冬初期最长,显著高于越冬中期的,越冬末期子代种群产卵前期最短,但与越冬中期无显著性差异(表 5)。子代种群的产卵历期以越冬末期最长,越冬中期次之,越冬初期最短,且均有显著性差异。单雌平均产卵量以越冬末期最高,越冬中期次之,越冬初期最低。

2.2.3 对子代生命表参数的影响:短光期条件下中华通草蛉子代种群内禀增长率、周限增长率和净增殖率表现出与长光期处理一致的变化趋势,均以越冬末期子代种群最高,显著高于越冬初期和越冬中期;平均世代周期在短光期下以越冬初期子代种群最长,显著高于越冬中期和越冬末期(表 6)。

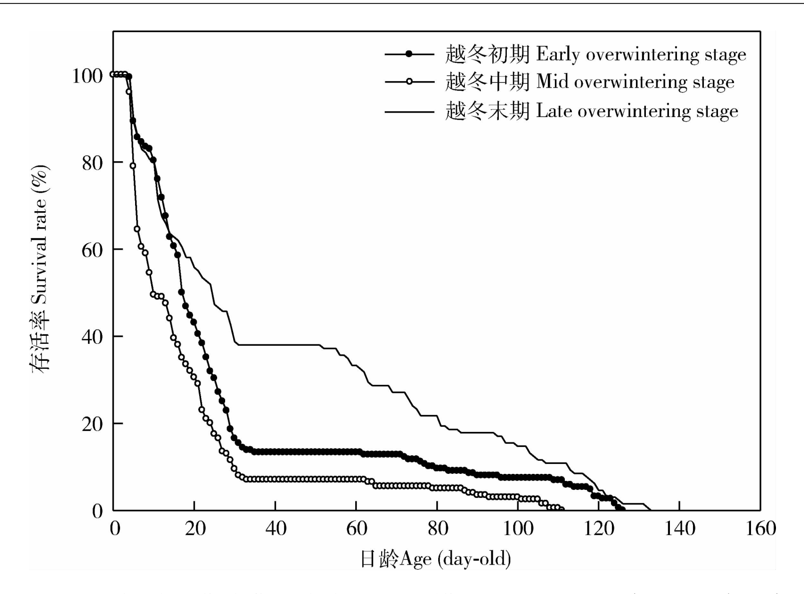


图 1　不同越冬时期中华通草蛉在长光周期(15L∶9D)下子代种群的存活率

Fig. 1　Survival rate of *Chrysoperla sinica* offspring at different overwintering stages under long photoperiod (15L∶9D)

表 4　不同越冬时期中华通草蛉在短光周期(9L∶15D)下子代种群的发育历期

Table 4　Offspring developmental duration of *Chrysoperla sinica* treated under short photoperiod (9L∶15D) at different overwintering stages

越冬阶段 Overwintering stage	发育历期 Developmental duration (d)						
	卵期 Egg	1 龄幼虫 1st instar larva	2 龄幼虫 2nd instar larva	3 龄幼虫 3rd instar larva	蛹期 Pupa	成虫前期 Preadult	成虫历期 Adult
越冬初期 Early overwintering stage	3.91 ±0.03 b	4.23 ±0.07 b	3.25 ±0.08 b	5.33 ±0.13 b	9.25 ±0.06 a	25.35 ±0.21 b	66.58 ±3.93 b
越冬中期 Mid overwintering stage	4.00 ±0.02 a	4.68 ±0.08 a	3.72 ±0.15 a	5.90 ±0.35 b	8.59 ±0.28 b	25.73 ±0.37 b	48.29 ±4.80 c
越冬末期 Late overwintering stage	4.02 ±0.01 a	4.08 ±0.04 b	3.32 ±0.06 b	7.03 ±0.13 a	8.86 ±0.08 b	26.73 ±0.17 a	85.83 ±3.26 a

表 5　不同越冬时期中华通草蛉在短光周期(9L∶15D)下子代种群的繁殖参数

Table 5　Offspring reproductive parameters of *Chrysoperla sinica* treated under short photoperiod (9L∶15D) at different overwintering stages

越冬阶段 Overwintering stage	产卵前期(d) Preoviposition duration	产卵期(d) Oviposition duration	生殖力(单雌产卵量) Fecundity (number of eggs laid per female)
越冬初期 Early overwintering stage	59.61 ±2.64 a	8.20 ±1.26 c	23.67 ±5.68 b
越冬中期 Mid overwintering stage	27.58 ±8.36 b	14.00 ±2.51 b	46.21 ±19.00 b
越冬末期 Late overwintering stage	22.23 ±0.95 b	28.44 ±3.24 a	283.58 ±40.64 a

表 6　不同越冬时期中华通草蛉在短光周期下(9L∶15D)的子代生命表参数

Table 6　Offspring population parameters of *Chrysoperla sinica* treated under short photoperiod (9L∶15D) at different overwintering stages

越冬阶段 Overwintering stage	内禀增长率(d^{-1}) Intrinsic rate r	净增殖率 Net reproduction rate R_0	平均世代周期(d) Mean generation time T	周限增长率(d^{-1}) Finite rate of increase λ
越冬初期 Early overwintering stage	0.0144 ±0.0035 b	3.89 ±1.15 b	91.19 ±2.20 a	1.01 ±0.004 b
越冬中期 Mid overwintering stage	0.0075 ±0.0102 b	2.01 ±1.03 b	67.28 ±8.81 b	1.01 ±0.010 b
越冬末期 Late overwintering stage	0.0574 ±0.0037 a	45.37 ±9.77 a	66.11 ±1.78 b	1.06 ±0.003 a

2.2.4 对子代种群存活率的影响：短光照下，中华通草蛉子代种群存活率表现出和长光照处理相同的变化趋势，即相同日龄下，中华通草蛉子代种群存活率以越冬末期最高，越冬初期次之，越冬中期最低（图 2）。

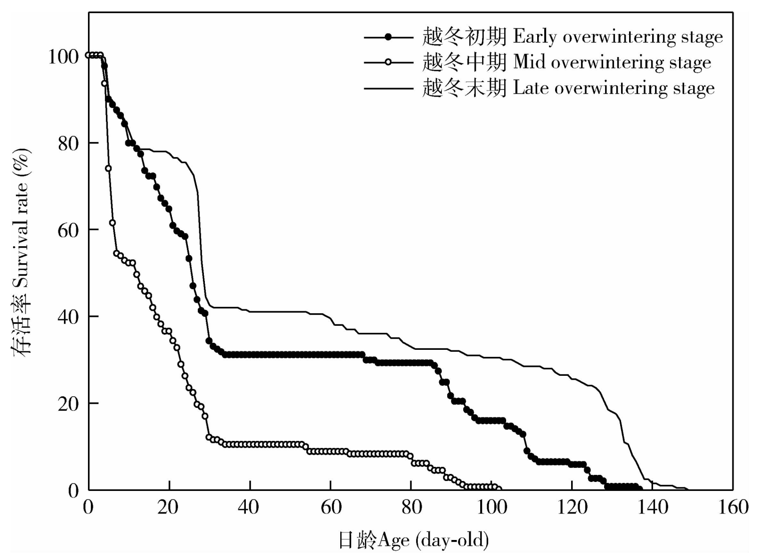


图 2 不同越冬时期中华通草蛉在短光周期（9L∶15D）下子代种群的存活率

Fig. 2 Survival rate of *Chrysoperla sinica* offspring at different overwintering stages under short photoperiod (9L∶15D)

3 讨论

3.1 越冬经历影响中华通草蛉子代种群的生长发育

昆虫母代个体开始经历短光周期条件预示着冬季的到来，母代对子代的表型产生不同程度的影响，使子代更加适应可预测的环境变化，来减缓环境压力对子代的伤害（Mousseau and Dingle, 1991）。昆虫母代通过影响子代的存活率、滞育率和生殖率等表现型来使子代适应可预测的环境条件（Mousseau and Fox, 1998b）。中华通草蛉母代的越冬经历影响其子代种群的生长发育。本研究中，越冬中期的子代成虫历期显著短于其他两个越冬时期，产卵前期显著短于其他两个越冬时期，且生殖能力也显著低于越冬末期的子代成虫。在北方 1 月份气候寒冷、干燥且光照时数较短，中华通草蛉母代感受到不适合生长发育的外界环境，即使转移到室内适宜繁殖的条件下，仍能调控子代的成虫历期、产卵前期及产卵量从而减小子代繁殖能力。对棉夜蛾 *Heliothis zea* 的研究发现母代滞育经历会导致子代卵和幼虫的发育历期延长，发育速率降低（Akkawi and Scott, 1984）。母代对子代发育历期产生影响，间接对子代的种群参数产生影响，从而影响子代的生殖力（刘柱东等, 2003）。越冬末期的子代种群有最高的生殖力、内禀增长率以及较高的种群存活率，可能是由于母代感受到即将到来的适宜环境从而调控子代种群的大量增殖。在自然界中，中华通草蛉成虫 3 月底开始滞育解除，此时田间种群基数较低（王韧等, 1987），也需要大量繁殖来增加种群数量。

3.2 越冬经历影响中华通草蛉子代种群的滞育发育

许多昆虫母代的光照经历会影响其子代滞育的发生。母代感受的环境信息通过对子代滞育的调控传递给子代，而子代经历的环境条件以及从母代继承的表型结合环境条件进行减少或扩大形成子代自身的表型特征（Mousseau and Dingle, 1991）。前人研究发现，水稻叶蝉 *Trigonotylus caelestialium* 雌成虫长光照处理下可产生非滞育卵，而短光照处理则会产生滞育卵（Shintani, 2009）。棉叶螨 *Tetranychus urticae* 通过提高子代的滞育率对短日照做出响应（Oku *et al*., 2003），对麻蝇 *Sarcophaga bullata* 的研究则发现母代蛹滞育后其子代即使给予极端滞育诱导环境也不会被诱导滞育（Henrich and Denlinger, 1982）。在红头丽蝇 *Calliphora vicina* 中，母代所经历的光周期影响子代滞育率和滞育期的长短（Vinogradova, 1974）。短光照处理可诱导中华通草蛉成虫滞育，并且随着时间的延长及滞育发育的进行逐渐解除滞育（陈珍珍等, 2013），因此产卵前期的长短可用于评价滞育诱导的深度。本研究中，短

光周期诱导的不同越冬时期中华通草蛉产卵前期以越冬初期最长，越冬中期次之，越冬末期最短，说明母代的越冬经历可削弱子代的滞育诱导，母代越冬时间越长，子代滞育的削减作用越显著。

昆虫母代感受环境的变化在一定程度上对子代产生影响，增加子代的适应性，使其在遇到不良环境时也能继续发育，从而确保种群的延续（Hopper，1999）。对于蟋蟀 *Allonemobius faciatus* 的研究发现，母代成虫通过感受外界环境的变化来决定产多少比例的滞育卵，而通过这种风险分摊（risk-spreading or bet-hedging）的策略，以保证后代的可延续性（Bradford and Roff，1993）。在越冬初期，母代感受到周围恶劣的环境条件，调控子代偏向于滞育诱导而减少在生殖方面的能量分配，因而短光照处理下子代的单雌产卵量极低，而产卵前期较长。越冬末期母代感受到恶劣环境即将结束，因而提高子代成虫在生殖方面的能量分配，即使子代种群处于短光照条件下，也能缩短滞育时间，提高产卵量。

部分专家学者利用杂交技术来判定滞育的遗传方式。部分昆虫其强滞育品系与弱滞育品系杂交，发现其子代滞育率介于两个品系中间（So and Akio，1992；吴孔明和郭予元，1998；Yang *et al*.，2007）。通过对不同地理种群昆虫的杂交发现昆虫滞育的遗传性其实是由多个基因控制的（谭荣鹤等，2008），部分遗传具有性偏好或性连锁现象，部分伴有母系遗传，少数有偏向父系遗传（Tauber *et al*.，1986）。红头丽蝇母代的短光照经历会引起幼虫的滞育，并伴有显著的母系遗传，即杂交幼虫的滞育取决于母亲的光周期经历（McWatters and Saunders，1998）。中华通草蛉子代成虫的滞育是由母代的遗传效应和子代所经历的环境条件共同作用导致的，而子代所经历的环境因子是主导因素。本研究中，不同越冬经历的中华通草蛉子代种群在长光周期条件下不会产生滞育现象，在短光周期条件下才会表现出削弱的滞育诱导效应。中华通草蛉母代的越冬滞育经历如何向子代遗传以减弱子代种群的滞育能力还需深入探索。

参考文献（References）

Akkawi MM, Scott DR, 1984. The effect of age of parents on the progeny of diapaused and nondiapaused *Heliothis zea*. *Entomol. Exp. Appl.*, 35: 235 – 239.

Beek SD, 1980. Insect Photoperiodism. 2nd ed. Academic Press, New York. 387 pp.

Bradford MJ, Roff DA, 1993. Bet hedging and the diapause strategies of the cricket *Allonemobius fasciatus*. *Ecology*, 74(4): 1129 – 1135.

Chen WL, Leopold RA, Harris MO, 2008. Cold storage effects on maternal and progeny quality of *Gonatocerus ashmeadi* Girault (Hymenoptera: Mymaridae). *Biol. Control*, 46(2): 122 – 132.

Chen ZZ, Lu H, Wang YH, Cao YX, Yu JF, Yin XC, Xu YY, 2014. Effects of two different photoperiods on cold hardiness of naturally over-wintering adults and laboratory-bred larvae of *Chrysoperla sinica* (Neuroptera: Chrysopidae). *Acta Entomol. Sin.*, 57(1): 52 – 60. [陈珍珍，卢虹，王跃骅，曹艳霞，于金凤，印象初，许永玉，2014. 光周期对中华通草蛉自然越冬成虫及实验种群幼虫耐寒能力的影响. 昆虫学报，57(1): 52 – 60]

Chen ZZ, Zhao N, Yin XC, Zhang F, Xu YY, 2013. Physiological and biochemical changes in naturally overwintering adults of *Chrysoperla sinaca* (Neuroptera: Chrysopidae) during diapause termination under two different photoperiods. *Acta Entomol. Sin.*, 56(2): 120 – 130. [陈珍珍，赵楠，印象初，张帆，许永玉，2013. 中华通草蛉自然越冬成虫在两种光周期下滞育解除过程中的生理生化变化. 昆虫学报，56(2): 120 – 130]

Chen ZZ, Liu LY, Liu SY, Cheng LY, Wang XH, Xu YY, 2017. Response of *Chrysoperla nipponensis* (Okamoto) (Neuroptera Chrysopidae) under long and short photoperiods. *J. Insect Sci.*, 17(2): doi: 10.1093/jisesa/iex005.

Chi H, 1988. Life-table analysis incorporating both sexes and variable development rates among individuals. *Environ. Entomol.*, 17(1): 26 – 34.

Chi H, 2016. TWOSEX-MSChart: a computer program for the age-stage, two-sex life table analysis. National Chung Hsing University, Taichung, Taiwan, China. Available at: http://140.120.197.173/Ecology/.

Chi H, Liu H, 1985. Two new methods for the study of insect population ecology. *Bull. Inst. Zool. Acad. Sin.*, 24(2): 225 – 240.

Du WM, Sun GZ, Zang LS, Wang XM, Ruan CC, Liu XJ, 2016. Effect of long-term cold storage on fecundity of pre-wintering *Harmonia axyridis* (Pallas) and the fitness of its progeny. *J. Environ. Entomol.*, 38(2): 286 – 292. [杜文梅，孙光芝，臧连生，王秀梅，阮长春，刘显娇，2016. 长期冷藏对越冬代异色瓢虫繁殖及子代生长发育和捕食能力的影响. 环境昆虫学报，38(2): 286 – 292]

Efron B, Tibshirani RJ, 1993. An Introduction to the Bootstrap. Chapman & Hall, New York.

Fukumoto E, Numata H, Shiga S, 2006. Effects of temperature of adults and eggs on the induction of embryonic diapause in the band-legged ground cricket, *Dianemobius nigrofasciatus*. *Physiol. Entomol.*, 31: 211 – 217.

Gan M, Miao XX, Ding DC, 2003. Interactions between the parasitoid *Lysiphlebus japonicus* Ashmead and its host *Aphis craccivora* Koch: host-stage selection and its effect on development. *Acta Entomol. Sin.*, 46(5): 598 – 604. [甘明，苗雪霞，丁德诚，2003. 日本柄瘤蚜茧蜂与其寄主豆蚜的相互作用：寄主龄期选择及其对发育的影响. 昆虫学报，46(5): 598 – 604]

Guo YL, Pang ST, Ahmed UAE, Hao ZP, Shi ZH, 2007. Effect of

maternal photoperiod experience on diapause incidence of *Cotesia plutellae*. *Chin. J. Biol. Control*, 23(1): 1-4. [郭玉玲, 庞淑婷, Ahmed UAE, 郝仲萍, 施祖华, 2007. 母代光照经历对菜蛾盘绒茧蜂滞育发生的影响. 中国生物防治, 23(1): 1-4]

Henrich VC, Denlinger DL, 1982. Amaternal effect that eliminates pupal diapause in progeny of the flesh fly. *J. Insect Physiol.*, 28: 881-884.

Hopper KR, 1999. Risk-spreading and bet hedging in insect population biology. *Annu. Rev. Entomol.*, 44: 535-560.

Huang MD, Mai XH, Wu WN, Pu ZL, 1974. The bionomics of *Anastatus* sp. and its utilization for the control of lichee stink bug, *Tessaratoma papillosa* Drury. *Acta Entomol. Sin.*, 17(4): 362-375. [黄明度, 麦秀慧, 吴伟南, 蒲蛰龙, 1974. 荔枝蝽象卵寄生蜂-平腹小蜂的生物学及其应用的研究. 昆虫学报, 17(4): 362-375]

Liu ZD, Li DM, Ge SK, Qi H, 2003. Maternal effects in insects. *Acta Entomol. Sin.*, 46(1): 108-113. [刘柱东, 李典谟, 葛少奎, 齐晔, 2003. 昆虫的母代效应. 昆虫学报, 46(1): 108-113]

López SN, Botto E, 2005. Effect of cold storage on some biological parameters of *Eretmocerus corni* and *Encarsia formosa* (Hymenoptera: Aphelinidae). *Biol. Control*, 33(2): 123-130.

McWatters HG, Saunders DS, 1998. Maternal temperature has different effects on the photoperiodic response and duration of larval diapause in blow fly (*Calliphora vicina*) strains collected at two latitudes. *Physiol. Entomol.*, 23(4): 369-375.

Mousseau TA, Dingle H, 1991. Maternal effects in insect life histories. *Annu. Rev. Entomol.*, 36: 511-534.

Mousseau TA, Fox CW, 1998a. The adaptive significance of maternal effects. *Trends Ecol. Evol.*, 13: 403-407.

Mousseau TA, Fox CW, 1998b. Maternal Effects as Adaptations. Oxford University Press, New York.

Oku K, Shuichi Y, Takafuji A, 2003. Different maternal effects on diapause induction of tetranychid mites, *Tetranychus urticae* and *T. kanzawai* (Acari: Tetrancychidae). *Appl. Entomol. Zool.*, 38(2): 267-270.

Riska B, Rutledge JJ, Atchley WR, 1985. Covariance between direct and maternal effects in mice: with a modal of persistent environmental influences. *Genet. Res.*, 45: 287-297.

Shen HJ, Yu X, 1979. Effects of photoperiod on diapause of *Chrysoperla sinica* adult. *Shanghai Agric. Sci. Technol.*, (1): 14-16. [沈卉君, 郁雄, 1979. 光周期对中华草蛉成虫滞育的影响. 上海农业科技, (1): 14-16]

Shintani Y, 2009. Artificial selection for responsiveness to photoperiodic change alters the response to stationary photoperiods in maternal induction of egg diapause in the rice leaf bug *Trigonotylus caelestialium*. *J. Insect Physiol.*, 55: 818-824.

So PM, Akio T, 1992. Local variation in diapause characteristics of *Tetranychus urticae* Koch (Acarina: Tetranychidae). *Oecologia*, 90(2): 270-275.

Tan RH, Zhu DH, Yang YP, 2008. The diapause rate of hybrid offsprings among three geographic populations in a grasshopper, *Oxya chinensis*. *Chin. Bull. Entomol.*, 45(3): 394-397. [谭荣鹤, 朱道弘, 阳燕萍, 2008. 中华稻蝗不同地理种群杂交子代的滞育率. 昆虫知识, 45(3): 394-397]

Tang YQ, Xu QY, 1993. Effect of photophase duration on daily oviposition and the progeny sex ratio of *Anastatus japonicus* [Hym.: Eupelmidae]. *Chin. J. Biol. Control*, 9(4): 148-151. [汤玉清, 徐清元, 1993. 光周期对荔蝽卵平腹小蜂日产卵量及后代性比的影响. 生物防治通报, 9(4): 148-151]

Tauber MJ, Tauber CA, Masaki S, 1986. Seasonal Adaptations of Insects. Oxford University Press, New York and Oxford. 135-151.

Vinogradova EB, 1974. The pattern of reactivation of diapausing larval in the blowfly, *Calliphora vicina*. *J. Insect Physiol.*, 20: 2487-2496.

Wang R, Zhou WR, Qiu SB, 1987. Augmentation of *Chrysoperla sinica*: storing overwintering adults for early spring release. *Chin. J. Biol. Control*, 3(2): 55-60. [王韧, 周伟儒, 邱式邦, 1987. 中华草蛉人工贮存越冬及打破休眠的研究. 生物防治通报, 3(2): 55-60]

Wu KM, Guo YY, 1998. On the diapause genetics of cotton bollworm. *Acta Phytophyl. Sin.*, 25(1): 6-10. [吴孔明, 郭予元, 1998. 棉铃虫滞育的遗传方式. 植物保护学报, 25(1): 6-10]

Xu HF, Mou SM, Xu YY, Mu JY, Dong CX, 2000. Community structure of insect pests and natural enemies in summer maize field. *Acta Phytophy. Sin.*, 27(3): 199-204. [徐洪富, 牟少敏, 许永玉, 牟吉元, 董慈祥, 2000. 棉区夏玉米田害虫及天敌群落结构. 植物保护学报, 27(3): 199-204]

Xu QH, Meng L, Li BP, 2007. Parasitism and fitness-related performances of *Lysiphlebus ambiguous* Haliday (Hymenoptera: Braconidae) in different instars of the host *Aphis fabae* reared at high temperature. *Acta Entomol. Sin.*, 50(5): 488-493. [徐清华, 孟玲, 李保平, 2007. 可疑柄瘤蚜茧蜂对高温下不同龄期黑豆蚜的寄生及其适合度表现. 昆虫学报, 50(5): 488-493]

Xu YY, Hu C, Mu JY, Xu HF, Wang HG, 2002. Relationship between adult diapause development and overwintering coloration changes in *Chrysoperla sinica* (Neuroptera). *Acta Ecol. Sin.*, 22(8): 1275-1280. [许永玉, 胡萃, 牟吉元, 徐洪富, 王洪刚, 2002. 中华通草蛉成虫越冬体色变化与滞育的关系. 生态学报, 22(8): 1275-1280]

Xu YY, Mu JY, Hu C, 1999. Research and application of *Chrysoperla sinica*. *Entomol. Knowl.*, 36(5): 313-315. [许永玉, 牟吉元, 胡萃, 1999. 中华通草蛉的研究与应用. 昆虫知识, 36(5): 313-315]

Xu YY, Mu JY, Hu C, Wang HG, 2004. Effect of temperature and relative humidity on survival of the overwintering green lacewing, *Chrysoperla sinica* (Neuroptera: Chrysopidae). *Acta Ecol. Sin.*, 24(11): 2569-2572. [许永玉, 牟吉元, 胡萃, 王洪刚, 2004. 温湿度对中华通草蛉越冬成虫存活的影响. 生态学报, 24(11): 2569-2572]

Xu YY, Mu JY, Hu C, Xi DQ, 2002. Effects of photoperiod and temperature on adult fecundity of *Chrysoperla sinica* (Tjeder). *Entomol. J. East China*, 11(1): 39-43. [许永玉, 牟吉元, 胡萃, 席敦芹, 2002. 光周期和温度对中华通草蛉成虫生殖的影响. 华东昆虫学报, 11(1): 39-43]

Yang D, Lai X T, Sun L, Xue FS, 2007. Parental effects: physiological

age, mating pattern, and diapause duration on diapause incidence of progeny in the cabbage beetle *Colaphellus bowringi* Baly (Coleoptera: Chrysomelidae). *J. Insect Physiol*., 53: 900 – 908.

Zhang TW, Huang CQ, Du J L, Liu CZ, 2015. Parasitism and offspring fitness of *Aphidius ervi* Haliday in relation to its host *Acyrthosphon pisum* Harris at different stages. *Chin. J. Eco-Agric*., 23 (7): 914 – 948.［张廷伟，黄纯倩，杜军利，刘长仲，2015. 阿尔蚜茧蜂对不同龄期豌豆蚜的寄生及后代适合度研究. 中国生态农业学报，23(7): 914 – 948］

Zhao J, Chen ZZ, Zheng FQ, Zhang F, Yin XC, Xu YY, 2012. Effects of cold acclimation on developmental characteristics and fitness of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) offsprings. *Acta Entomol. Sin*., 55(7): 810 – 815.［赵静，陈珍珍，郑方强，张帆，印象初，许永玉，2012. 冷驯化对异色瓢虫后代生长发育及适合度的影响. 昆虫学报，55(7): 810 – 815］

Zhou BY, Li BP, Lin FF, Meng L, 2016. Influence of host body size on potential reproductive capability of *Sclerodermus guani* (Hymenoptera: Bethylidae). *Acta Entomol. Sin*., 59(3): 316 – 321.［周冰颖，李保平，林芳芳，孟玲，2016. 寄主体型大小对管氏肿腿蜂生殖潜力的影响. 昆虫学报，59(3): 316 – 321］

（责任编辑：赵利辉）